

黄牡丹七个居群的细胞学研究*

龚 洵 顾志建 武全安

(中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650204)

摘要 本文对产于云南中部至西北部的黄牡丹 *Paenonia delavayi* var. *lutea* 7 个居群进行了细胞学研究。7 个居群的染色体数目均为 $2n=10$, 核型都属“2A”型。在 7 个居群中, 第二、第三和第五对染色体相对稳定, 而第一和第四对染色体存在着变异。第四对染色体的变异较大, 存在着结构上的杂合性, 其杂合性不仅表现在其长度上, 而且表现在臂比值上。这种结构上的杂合性可能与其形态变异有着相关性。在居群之间, 随体和次缢痕的数目及位置也有着差异。

关键词 黄牡丹; 居群; 核型

A CYTOLOGICAL STUDY OF SEVEN POPULATIONS IN PAEONIA DELAVAYI VAR. LUTEA

GONG Xun, GU Zhi-Jian, WU Quan-An

(Kunming Institute of Botany, Academia Sinica, Kunming 650204)

Abstract This paper deals with cytological study of seven populations in *Paenonia delavayi* var. *lutea*, which were collected from central to northwestern Yunnan. The chromosome number in seven populations is $2n=10$, and their karyotype asymmetries belong to is 2A type. Among populations, the second pair and the third pair of chromosomes are relatively stable, but there are some variations in the first pair and the fourth pair of chromosomes. There is structural heterozygosity in fourth pair of chromosomes. Both of relative length and arm ratio of homochromosome show structural heterozygosity. There may be a kind of correspondence between the structural heterozygosity of homochromosomes and morphological difference. Among populations, the number and position of satellites have difference, so do the number and position of the secondary constrictions.

Key words *P. delavayi* var. *lutea*; Population; Karyotype

芍药属 *Paenonia* L. 的黄牡丹 *P. delavayi* var. *lutea* (Delavay ex Franch.) Finet et Gagnep. 特产于我国云南中部至西北部、四川西南部和西藏东南部, 其分布区的海拔

高度为 2100—3600 米, 是芍药属中分布最南的类群。

Franchet^{〔1〕} 于 1886 年根据 Delavay 采自云南洱源的标本发表了黄牡丹 *P. lutea* Delavay ex Franch.。在此后一百多年的研究史中, 黄牡丹的分类地拉有着一些变迁。Finet 和 Gagnepain^{〔2〕} 把它当作野牡丹的一个变种; Stern^{〔3〕} 仍将它作为一个独立的种处理; 方文培^{〔4〕} 采纳了 Stern 的观点; 而《中国植物志》第二十七卷^{〔5〕} 中又将它作为野牡丹的一个变种, 并把 Stern 的金莲牡丹 *P. potanini* var. *trollioides* (Stapf ex Stern) Stern 归入其中。Stern^{〔6〕}、李思锋^{〔7〕}、杨涤清^{〔8〕} 等人先后对黄牡丹的核型进行了研究, 并从核型研究的结果上阐述了对黄牡丹分类地位的观点。

黄牡丹花为黄色, 具有一定的观赏价值, 已被引种到欧洲一些国家栽培; 育种工作者用黄牡丹与牡丹 *P. suffruticosa* Andr. 品种杂交, 选育出了一批黄花品系的牡丹品种, 因此, 黄牡丹还是改良牡丹品种的一种优良的种质资源。黄牡丹已被确定为渐危种而列为国家三级保护植物。本研究的目的在于, 试图通过黄牡丹居群的核型分析来探讨种内变异及其遗传多样性, 为黄牡丹种质资源的保存和杂交育种提供依据。

材料与方法

供实验的材料采自云南中部至西北部, 见表 1, 现都栽于昆明植物园珍稀濒危植物区, 所有材料的营养生长正常, 只是开花结实少; 凭证标本存放于昆明植物园标本室。取幼嫩根尖在 0.1% 的秋水仙素溶液中处理 3 小时, 用 95% 的酒精与冰醋酸 (3: 1) 的固定液于冰水中固定 40 分钟, 然后用 1 mol/l 的盐酸与 45% 的醋酸 (1: 1) 的混合液于 60℃ 的水浴锅中解离 8 分钟, 醋酸地衣红染色, 常规方法压片。核型分析按李懋学^{〔9〕} 等的标准。

表 1 实验材料来源

Table 1 The origin the experimental material, *Paeonia delavayi* var. *lutea*

| No. | Locality | Alt(m) | Voucher |
|-----|------------------------------|--------|----------------|
| 1 | Mt.Zuoganshan, Luquan | 2850 | Gong Xun 88—01 |
| 2 | Mt.Liangwangshan, Songming | 2500 | Gong Xun 88—02 |
| 3 | Mt.Xishan, Kunming | 2100 | Gong Xun 88—03 |
| 4 | Ludian, Lijiang | 2830 | Gong Xun 89—01 |
| 5 | Tuguancun village, Zhongdian | 2800 | Gong Xun 89—03 |
| 6 | Nixi, Zhongdian | 3200 | Gong Xun 89—06 |
| 7 | Wengshui, Zhongdian | 2960 | Gong Xun 89—07 |

结 果

1. 静止核和分裂前期核

我们观察到 7 个居群的核止核均被醋酸地衣红染成深色, 没有明显的染色质体的聚集, 染色质均匀分散在整个核区 (图 1: A)。按 Tanaka^{〔10〕} 对静止核的分类观点,

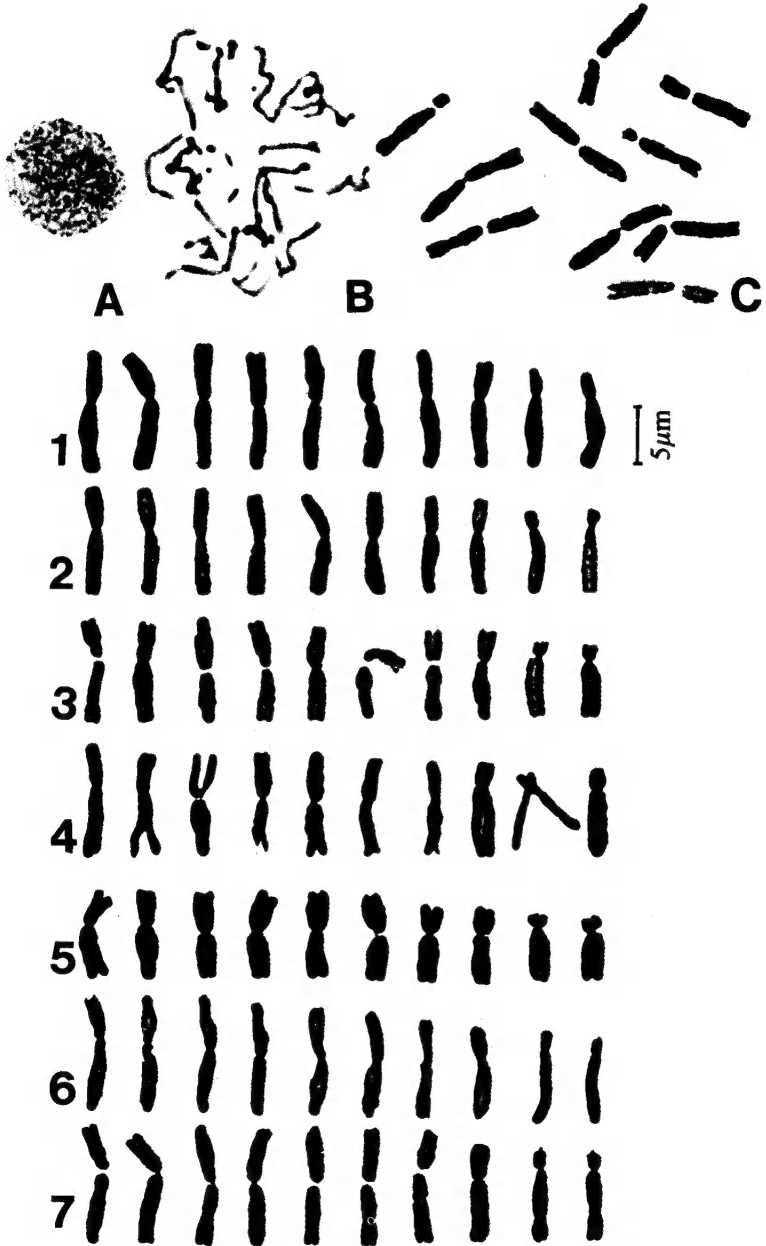


图1 黄牡丹体细胞染色体 A. 间期; B. 分裂; C. 分裂中期
1. 卓干山; 2. 梁王山; 3. 西山; 4. 鲁甸; 5. 土官村; 6. 尼西; 7. 翁水

Fig. 1 Photomicrographs of somatic chromosomes of *P. delavayi* var. *lutea* A. Interphase; B. Prophase; C. Metaphase

1. Zuganshan; 2. Liangwangshan; 3. Xishan; 4. Ludian; 5. Tuguancun; 6. Nixi; 7. Wengshui

这一类型的静止核属于分散型。同时, 还观察到其分裂前期核的染色体上形成染色深的异固缩节段和染色浅的常染色质节段。且异固缩节段和常染色质节段相间排列 (图 1: B)。按 Tanaka^{〔11〕} 对分裂前期核的分类观点, 这一类型的分裂前期核属于中间型。我们所观察到的静止核和分裂前期核的类型与 Okada 和 Tamura^{〔12〕} 所报道的大花黄牡丹 *P. lutea* var. *ludlowii* Stern et Taglor 的静止核和分裂前期核的类型一致。

2. 分裂中期的染色体

所研究的 7 个居群的染色体数目均为 $2n=10$, 染色体参数列于表 2 中, 染色体核型见图 1, 模式图见图 2。

(1) 卓干山居群 核型公式为 $2n=10=7m+1sm+2st$ (2SAT)。第 9, 10 号染色体有随体; 第一对染色体的臂比值为 1.41, 第二对染色体的臂比值为 1.16, 这两对染色体臂比值之差为 0.25; 第四对染色体不配对, 由 1 条臂比值为 1.52 的 m 型染色体和 1 条臂比值为 1.74 的 sm 型染色体构成。

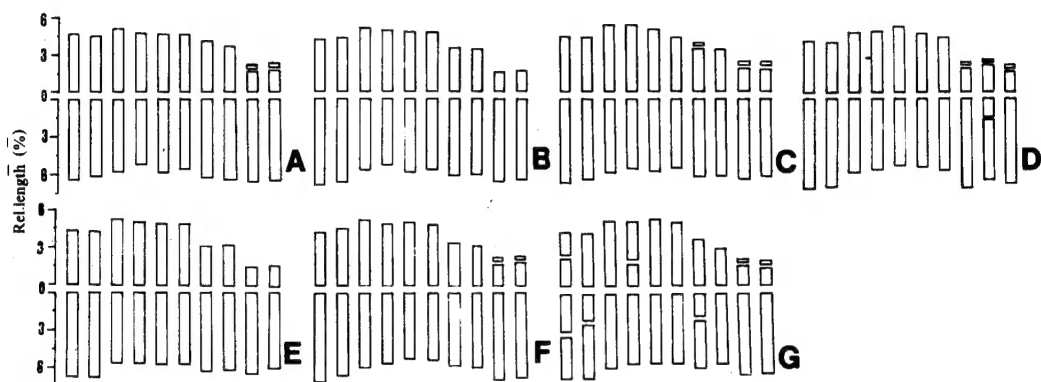


图 2 黄牡丹核型模式图

A. 卓干山; B. 梁王山; C. 西山; D. 鲁甸; E. 土官村; F. 尼西; G. 翁水

Fig.2 The idiograms of *P. delavayi* var. *lutea*

A. Zuganshan; B. Liangwangshan; C. Xishan; D. Ludian;

E. Tuguncun; F. Nixi; G. Wengshui.

(2) 梁王山居群 核型公式为 $2n=10=6m+2sm+2st$ 。没有观察到随体和次缢痕; 第一对染色体的臂比值为 1.62, 第二对染色体的臂比值为 1.10, 这两对染色体的臂比值之差为 0.52。

(3) 西山居群 核型公式为 $2n=10=6m+2sm$ (1SAT) + $2st$ (2SAT)。第 7、9、10 号染色体有随体; 第一对染色体的臂比值为 1.52, 第二对染色体的臂比值为 1.06, 这两对染色体的臂比值之差为 0.46。

(4) 鲁甸居群 核型公式为 $2n=10=5m+2sm+3st$ (3SAT)。第 8、9、10 号染色体有随体, 第 9 号染色体的长臂上有一个次缢痕; 第一对染色体的臂比值为 1.73, 属 sm 型染色体, 第二对染色体的臂比值为 1.19, 这两对染色体的臂比值之差为 0.56; 第四对染色体呈现了杂合现象, 由 1 条臂比值为 1.31 的 m 型染色体和 1 条臂比值为 3.79 的 st 型染色体构成。

表 2 黄牡丹的 7 个居群的染色体参数

Table 2 The parameters of chromosomes in seven populations of *P. delavayi* var. *lutea*

| No. | Chr. No | Rel. length | Arm ratio | Type | Karyotype formula |
|-----|---------|-------------|-----------|------|---|
| 1 | 1 | 10.62 | 1.41 | m | $2n = 2x = 10 = 7m + 1sm + 2st(2SAT)$ |
| | 2 | 10.60 | 1.16 | m | |
| | 3 | 10.45 | 1.24 | m | |
| | | 10.29 | 1.52 | m | |
| | 4 | 9.96 | 1.74 | sm | |
| | 5 | 8.18 | 3.65 | st * | |
| 2 | 1 | 11.02 | 1.62 | m | $2n = 2x = 10 = 6m + 2sm + 2st$ |
| | 2 | 10.51 | 1.10 | m | |
| | 3 | 10.50 | 1.22 | m | |
| | 4 | 9.60 | 1.75 | sm | |
| | 5 | 8.25 | 3.88 | st | |
| 3 | 1 | 11.01 | 1.52 | m | $2n = 2x = 10 = 6m + 2sm(1SAT) + 2st(2SAT)$ |
| | 2 | 10.97 | 1.06 | m | |
| | 3 | 9.97 | 1.22 | m | |
| | | 9.68 | 1.81 | sm * | |
| | 4 | 9.60 | 1.86 | sm | |
| | 5 | 8.03 | 3.50 | st * | |
| 4 | 1 | 11.14 | 1.83 | sm | $2n = 2x = 10 = 5m + 2sm + 3st(3SAT)$ |
| | 2 | 10.57 | 1.19 | m | |
| | 3 | 10.34 | 1.09 | m | |
| | | 9.89 | 1.31 | m | |
| | 4 | 8.88 | 3.79 | st * | |
| | 5 | 8.45 | 3.64 | st * | |
| 5 | 1 | 11.11 | 1.50 | m | $2n = 2x = 10 = 6m + 2sm + 2st$ |
| | 2 | 10.79 | 1.11 | m | |
| | 3 | 10.70 | 1.14 | m | |
| | 4 | 9.69 | 1.76 | sm | |
| | 5 | 7.74 | 3.85 | st | |
| 6 | 1 | 11.19 | 1.56 | m | $2n = 2x = 10 = 7m + 1sm + 2st(2SAT)$ |
| | 2 | 10.83 | 1.12 | m | |
| | 3 | 10.30 | 1.07 | m | |
| | | 9.19 | 1.64 | m | |
| | 4 | 9.02 | 1.78 | sm | |
| | 5 | 8.59 | 3.82 | st * | |
| 7 | 1 | 11.00 | 1.56 | m | $2n = 2x = 10 = 7m + 1sm + 2st(2SAT)$ |
| | 2 | 10.89 | 1.10 | m | |
| | 3 | 10.78 | 1.06 | m | |
| | | 10.04 | 1.65 | m | |
| | 4 | 8.67 | 1.88 | sm | |
| | 5 | 8.00 | 4.31 | st * | |

* 随体染色体。随体长度未计在染色体长度内。* Sat—chromosome. The length of satellite is not included in the chromosomes. 1) 居群编号同表 1. The number of population is the same as in Table 1.

(5) 土官村居群 核型公式为 $2n=10=6m+2sm+2st$. 没有观察到随体和次缢痕, 第一对染色体的臂比值为 1.50, 第二对染色体的臂比值为 1.10, 两者的臂比值之差为 0.39.

(6) 尼西居群 核型公式为 $2n=10=7m+1sm+2st$ (2SAT). 第 9、10 号染色体上有随体; 第一对染色体的臂比值为 1.56, 第二对染色体的臂比值为 1.12, 两者的臂比值之差为 0.44. 第四对染色体由 1 条臂比值为 1.65 的 m 型染色体和 1 条臂比值为 1.88 的 sm 型染色体组成.

(7) 翁水居群 核型公式 $2n=10=7m+1sm+2st$ (2SAT). 第 9、10 号染色体上有随体; 第一对染色体的臂比值为 1.56, 第二对染色体的臂比值为 1.10, 两者的臂比值之差为 0.45; 第四对染色体由 1 条臂比值为 1.64 的 m 型染色体和 1 条臂比值为 1.78 的 sm 型染色体组成; 第 1 号染色体的长臂和短臂上各有一个次缢痕, 第 2、7 号染色体的长臂上各有一个次缢痕, 第 4 号染色体的短臂上有一个次缢痕.

讨 论

1. 黄牡丹的静止核为分散型, 分裂前期核属中间型. 染色体数目为 $2n=10$. 按 Stebbins^[13] 的核型不对称型的分类标准, 核型为“2A”型. 在 7 个居群中, 第二、第三和第五对染色体相对稳定, 第二和第三对染色体都属 m 型, 第五对染色体都是 st 型. 第一和第四对染色体的差异大. 鲁甸居群的第一对染色体的臂比值为 1.73, 属 sm 型染色体, 而其它 6 个居群的染色体均为 m 型染色体; 第四对染色体的差异特别大, 且同源染色体不配对, 存在着结构上的杂合性, 其杂合性不仅表现在其长度上, 而且表现在其臂比值上. 在存在着结构上杂合性的 4 个居群中, 有 3 个居群的形态也有差异. 在居群水平上, 随体和次缢痕的数目及位置有着一些差异 (表 3). 这些核形态上的差异反映出了黄牡丹的遗传多样性.

2. 黄牡丹 7 个居群的第一对染色体的臂比值分别为 1.41、1.50、1.52、1.56、1.56、1.62 和 1.73, 即有一个从 1.41—1.73 的变动范围, 其染色体的类型由 $m-sm$, 这表明这一对染色体的臂比值存在着居群之间的差异. 洪德元等^[14] 认为国产芍药属植物的第一对染色体的臂比值具有统计意义上的差异. 牡丹组 (Sect. *Moutan*) 植物的第一对染色体的臂比值在 1.50 左右 (从 95% 的置信区间看, 其变动范围为 1.46—1.60), 而芍药组 (Sect. *Paeonia*) 植物的第一对染色体的臂比值在 1.20 左右 (从 95% 的置信区间看, 其变动范围为 1.07—1.28), 这两个组的植物的第一对染色体的臂比值不重叠. 杨涤清等^[8] 也得到了相同的结论. 黄牡丹属于牡丹组, 其 7 个居群的第一对染色体的臂比值的变动范围较大, 从 1.46—1.73, 且超出了洪德元等所得到的变动范围 (1.46—1.60), 但这个变动范围仍与芍药组植物第一对染色体的变动范围 (1.07—1.28) 不重叠. 在 7 个居群的核型中, 第二对染色体的臂比值的变动范围小, 从 1.06—1.19, 且臂比值也较小, 而与第一对染色体的臂比值的差值大 (从 0.25—0.54). 从已有的核型资料来看, 牡丹组的野生类群 (牡丹的一些栽培品种除外^[15]) 的第一对和第二对染色体的臂比值的差值较大; 而芍药组植物的第一对和第二对染色体的臂比值的差值极小. 且两者的变动范围是一致的. 如国产芍药属植物的第一对染色体的臂比值具

表 3 黄牡丹 7 个居群的核型特征

Table 3 The chracters of karyotypes of seven population in *P.delavayi* var. *lutea*

| No | range of chromosome length | the longest / the short-est | SAT * | | SC * * | | |
|----|----------------------------|-----------------------------|----------|--------|----------|-----------|--------|
| | | | position | number | position | | number |
| | | | | | long arm | short arm | |
| 1 | 10.62—8.18 | 1.30 | 9,10 | 2 | | | |
| 2 | 11.02—8.25 | 1.34 | | | | | |
| 3 | 11.01—8.03 | 1.37 | 7,9,10 | 3 | | | |
| 4 | 11.14—8.45 | 1.32 | 8,9,10 | 3 | 1 | | 1 |
| 5 | 11.11—7.73 | 1.44 | | | | | |
| 6 | 11.19—8.59 | 1.30 | 9,10 | 2 | | | |
| 7 | 11.00—8.00 | 1.38 | 9,10 | 2 | 3 | 2 | 5 |

1) 居群编号同表 1. The number of population is the same as in Table 1.

* 随体 Satellite ** 次缢痕 Secondary constriction

有统计意义上的差异一样，国产芍药属植物的第一对和第二对染色体的臂比值的差值也具有统计意义上的差异。

3. 在黄牡丹 7 个居群中，第四对染色体的结构存在着较高频率的杂合性，其杂合性不表现在两条同源染色体的臂比值的差异上，而表现在同源染色体的长度的差异上(表 4)。除西山居群、梁王山居群和土官村居群外，其它 4 个居群的这一对染色体都存在着结构上的杂合性(表 4)。卓干山居群的第四对染色体由 1 条臂比值为 1.52 的 m 型染色体和 1 条臂比值为 1.74 的 sm 型染色体配成；它们相对长度分别为 10.29 和 9.96，差值为 0.33。鲁甸居群的第四对染色体由 1 条臂比值为 1.31 的 m 型染色体和 1 条

表 4 第四对染色体的结构杂合性

Table 4 The structural heterozysoty of the fourth pair of chromosome

| No * | Relative length | | | Arm ratio | | |
|------|-----------------|-------|------------|-----------|-------|------------|
| | chr.7 | chr.8 | difference | chr.7 | chr.8 | difference |
| 1 | 10.29 | 9.96 | 0.33 | 1.52 | 1.74 | 0.22 |
| 4 | 9.89 | 8.88 | 1.01 | 1.31 | 3.79 | 2.48 |
| 6 | 9.19 | 9.02 | 0.17 | 1.64 | 1.78 | 0.24 |
| 7 | 10.04 | 8.67 | 1.37 | 1.65 | 1.88 | 0.23 |

* 居群编号同表 1. The number of populations is the same as in Table 1.

臂比值为 3.79 的 st 型染色体组成；它们的相对长度分别为 9.89 和 8.88，差值为 1.01。尼西居群的第四对染色体由 1 条臂比值为 1.64 的 m 型染色体和 1 条臂比值为 1.78 的 sm 型染色体配成；它们的相对长度分别为 9.19 和 9.02，差值为 0.17。翁水居群的第四对染色体由 1 条臂比值为 1.65 的 m 型染色体和 1 条臂比值为 1.88 的 sm 型染色体配成；它们的相对长度分别为 10.04 和 8.67，差值为 1.37。这种结构上的杂合性，可能是

由于染色体的臂间倒位和易位所造成的。Stebbins^{〔1〕}曾指出,在芍药属中,存在着一些因倒位和易位而形成的结构上的杂合性。除卓干山居群外,其它3个有杂合性的居群的形态也存在着一些差异。这种结构上的杂合性可能与其形态的差异有相关性。

4. 鲁甸居群的核型与其它居群的核型差异较大。它的第一对染色体属sm型,而其它居群的第一对染色体均为m型;第四对染色体由1条m型和1条st型染色体配成,两者的臂比值之差为2.48,这对同源染色体的相对长度之差为1.01。在形态上,该居群与其它居群也有差异,它的植株高大,达2.0m左右,花也较大,花径达10.0cm左右,与Stern和Taglor所发表的大花黄牡丹相似。不过这仅是一些数量上的差异。该居群只有两株成年植株及一些一至二年生的实生苗,生长在一个药物种植场的附近,而药物种植场内栽种着一些不同品种的牡丹。我们未曾考证这两株成年植株是引种者还是土居者,在其附近也未发现有分布。如果是土居者,可能是开辟药物种植场后所残存下来的,这样就无法确定该核型能否代表这个居群的核型,或许仅是个体差异;如果是引种者,有待进一步研究原居群的核型,弄清楚该核型在居群内的分布情况。我们所用的材料为两株成年植株的种子萌发的根尖,有可能是与牡丹品种杂交的种子。

5. 按Stern和方文培的观点,尼西居群和翁水居群属于金莲牡丹。在形态上,其叶裂片较狭窄,呈狭披针形或线状披针形,而与狭叶牡丹*P. delavayi* var. *angustiloba*的相同;其花为金黄色,开放时不完全张开而略呈钟形。《中国植物志》第二十七卷将其并入黄牡丹中。两个居群的核型一致, $2n=10=7m+1sm+2st$ (2SAT),所不同的是,在尼西居群的核型中,没有观察到次缢痕,第四对染色体的两个同源染色体的臂比值之差为0.14,相对长度之差为0.17;而在翁水居群的核型中,第1号染色体的长臂和短臂上各有一个次缢痕,第2和第7号染色体的长臂上各有一个次缢痕,第4号染色体的短臂上有一个次缢痕。第四对染色体的两个同源染色体的臂比值之差为0.23,相对长度之差为1.37。值得注意的是,这两个居群的第四对染色体都存在着结构上的杂合性,两条染色体分别为m型和sm型,翁水居群的两条染色体的相对长度之差竟有1.37,这对染色体的结构上的杂合性与其形态的变异之间的关系有待进一步研究。

6. 在居群之间,随体的数目及其所在位置有着较大的差异。西山居群的第7、9、10号染色体有随体;鲁甸居群的第8、9、10号染色体有随体;卓干山、翁水和尼西三个居群的第9、10号染色体有随体;而在梁王山和土官村居群中,没有观察到随体。李思锋等^{〔7〕}观察到西藏察隅居群的第5、6、9、10号染色体有随体;杨涤清等观察到大理居群的第3、4、7、8、9、10号染色体有随体。Stebbins^{〔17〕}曾指出,芍药属的核型中有2对随体染色体,即第四、五对染色体的短臂上均有1个小随体。但对黄牡丹核型研究的结果表明,黄牡丹的第二至第五对染色体上都有随体出现,只是第四、五对染色体上有随体的频率高一些而已。

次缢痕的数目及位置常被作为染色体的一个形态特征。在黄牡丹的居群之间,次缢痕的数目和位置有较大的差异。鲁甸居群的第8号染色体的长臂上有一个次缢痕。翁水居群的次缢痕较多,第1号染色体的长臂和短臂上各有一个次缢痕,第2、7号染色体的长臂上各有一个次缢痕,第4号染色体的短臂上有一个次缢痕。杨涤清等观察到大理居群的第3、4号染色体的长臂上各有一个次缢痕。而在其它居群中都没有观察到次缢痕。

7. 从材料来源看, 本文所涉及的黄牡丹 7 个居群和以前所报道的两个居群遍及黄牡丹的整个分布区; 从黄牡丹分布区的海拔高度来看, 从云南中部的昆明西山 (2100 m) 经云南西北部到西藏东南部的察隅 (3500 m), 纬度和海拔高度依次增加, 这 9 个居群正好分布在不同纬度和不同海拔高度的地带, 因此, 这 9 个居群的核型具有一定的代表性, 能反映出黄牡丹核型在居群水平上的变异。从分析结果看, 黄牡丹核型在居群水平上的变异与地理分布没有明显的相关性。

在居群水平上, 黄牡丹核型的差异在于, 第四对染色体的杂合性, 随体和次缢痕的数目和所在的位置, 这反映出了黄牡丹的遗传多样性。在保护黄牡丹种质资源时, 要尽量多地保存其遗传多样性, 特别要研究其不同的遗传型与其多样性生境的相互关系及其引种到新环境中的适应性。

参 考 文 献

- 1 Franchet A. *Plantae Yunnanensis* XXX Paeonia. *Bull Soc Bot France*, 1886; 33: 382—383
- 2 Finet F C, Gagnepain F. Contributions a La Flore de l'Asie Orientale. *Bull Soc Bot France*, 1904; 51: 524
- 3 Stern F C. A Study of the genus Paeonia. London: The Royal Horticulture Society, Vincent Squar, S.W.I. 1946; 46—47
- 4 方文培. 中国芍药属的研究. 植物分类学报 1958; 7(4): 297—323
- 5 中国植物志编委会. 中国植物志 27 卷. 北京: 科学出版社. 1979: 37—48
- 6 Stern F C. Geographical Distributio of the Genus Paeonian. *Proc Linn Soc London Bot* 1944; 155(2): 76—80
- 7 李思锋, 于兆英, 周俊彦. 黄牡丹的核型分析. 武汉植物学研究 1989; 7(2): 107—111
- 8 杨涤清, 朱燮桴. 草芍药, 野牡丹和黄牡丹的核型研究. 云南植物研究 1989; 11(2): 107—111
- 9 李懋学, 陈瑞阳. 关于植物核型分析的标准问题. 武汉植物学研究 1986; 3(4): 297—302
- 10 Tanaka R. Types of resting nuclei in Orchidaceae. *Bot Mag Tokyo* 1971; 84(993): 118—122
- 11 Tanaka R. Recent karyotype studies. In K. Ogawa et al Ed. *Plant Cytology*, Tokyo: Asakura Shoten, 1977; 293—326
- 12 Okada H, Tamura M. Karyomorphology and relationship on the Ranunculaceae. *Journ Jap Bot* 1979; 54(3): 65—77
- 13 Stebbins G L. Chromosomal evolution in higher plants. London: Edward Arnold. 1971; 87—90
- 14 洪德元, 张志宪, 先相云. 芍药属的研究 (1) ——国产几个野生种核型的报道. 植物分类学报 1988; 26(1): 33—43
- 15 王莲英, 刘淑敏, 秦魁等. 牡丹及其栽培品种的染色体组型. 北京林学院学报 1983; 1: 63—70
- 16 Stebbins G L. Variation and evolution in plants. New York: Columbia University Press, 1957: 420—434
- 17 Stebbins G L, Ledyard G. Cytogenetic Studies in Paeonia, 2. *Genetics* 1938; 23: 83—110